REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 78, fasc. 4, n° 44: 793-805 — Décembre 1971

Die Wirkung von Nestmaterial auf das Nestbauverhalten des dreistachligen Stichlings *(Gasterosteus aculeatus)*[1]

von

E. SCHÜTZ und B. TSCHANZ
Zoologisches Institut der Universität Bern

Mit 6 Textabbildungen und 2 Tabellen

EINLEITUNG

Stichlinge wandern im Schwarm vom Winterquartier (Meer oder See) her zum Brutgebiet (seichte Wasserstellen). Hier bilden die Männchen ein Territorium, bauen darin ein Nest, führen zu ihm hin Weibchen zum Ablaichen, betreuen während kurzer Zeit die Brut und schwimmen anschliessend zurück ins Wintergebiet.

Ueber die Abhängigkeit des Verhaltens der Stichlingsmännchen von innern und äussern Faktoren liegen bereits zahlreiche Untersuchungen vor. Besonderes Interesse fanden vorallem die Wirkung männlicher Artgenossen auf die Nestortwahl und die Territoriumsbildung (van den ASSEM, 67; JENNY, 69), das Zusammenspiel von Männchen und Weibchen während der Balz und Eiablage (TINBERGEN, 47; van IERSEL, 53) und der Einfluss der sich entwickelnden Brut auf das Verhalten des Männchens (van IERSEL, 53; SEVENSTER-BOL, 62). Dagegen wissen wir noch wenig, in welchem Zusammenhang ökologische Faktoren, wie Eigenschaften des Wassers, des Lichtes (BAGGERMANN, 57), des Bodens, der Pflanzen als raumteilende

[1] Mit Unterstützung des Schw. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Objekte und als Nestmaterial, des Futters zu Nestortwahl und Nestbau de Stichlingsmännchen (van den ASSEM, 67; JENNY, 69) stehen. Zur Klärung eine Ausschnittes aus dem ganzen Fragenkomplex wird hier untersucht, wie Nest material das Nestbauverhalten der Stichlinge beeinflusst.

MATERIAL UND METHODE

Durch Haltung unter Winterbedingungen (Wassertemperatur 7-8° C 8 Stunden Belichtung, pro 300 Liter Durchlaufbecken 100—200 Tiere, Bode ohne Sand) kann man die Nestbautätigkeit der Stichlingsmännchen verzögern Dies ermöglicht, mit den Tieren ausser Frühling und Sommer auch im Herbs und Winter zu experimentieren.

Damit sich die Fische vor Versuchsbeginn in guter Fortpflanzungsstimmun befinden, kommen sie 3—4 Wochen, bei einer Wassertemperatur von 17—19° C und bei 16 Stunden Tageslicht in 300 Liter Durchlaufbecken (ca. 50—100 Tiere ohne Sandgrund. Täglich einmal erhalten die Stichlinge Tubifex oder Chironomus larven als Futter.

Zum Versuch dienen drei Asbestbecken (60 × 34 × 35 cm³, vorne ein Glasfläche). Aus dem Gesellschaftsbecken fängt man mit einer „Glaspfeife" dre gleichwertige Männchen (deutliche Rotfärbung; verfolgen und beissen vo Artgenossen) und setzt in die drei Versuchsbecken je eines ein. Der Aussenraun der drei Becken wird in einer Distanz von drei Metern mit einer grau-grünen Wan abgegrenzt. Durch eine Spalte dieser Wand beobachtet man die drei Fische nac dem Einsetzen (zwischen 10.00 und 11.00 Uhr) während 4—5 Stunden und proto kolliert mit einem Vielfachschreiber (20 Kanäle) die Handlungen, welche in de untersuchten Fortpflanzungsabschnitten häufig auftreten und im folgende beschrieben werden als:

PHASENSPEZIFISCHE HANDLUNGEN

Nach dem Einsetzen in ein Einzelbecken schwimmen die Männchen meis zuerst kürzere oder längere Zeit an der Glaswand auf und ab, genannt *Flattern* Danach legen die Tiere kürzere, geradlinigere Strecken zurück und wende häufiger. Die Bodenfläche und das Nestmaterial werden vermehrt *fixiert* Stillstand von mindestens einer Sekunde, die Körperachse auf das Objekt gerichte (Neigungswinkel zur Bodenfläche mindestens 30°). An vereinzelten Stelle stochert der Fisch mit der Schnauze im Sand, oft nimmt er davon etwas auf und

puckt ihn sofort wieder aus. Selten nimmt er etwas Nestmaterial auf, trägt es mher, lässt es wieder fallen oder stösst es irgendwo in den Sand. Nach diesem bschnitt der Anpassung schiebt der Stichling in Schräglage (Neigungswinkel leiner als beim Fixieren) die Schnauze in den Boden. Mit einer Saugbewegung ebt er Sand aus, schwimmt (oft mit durchgebogenem Rücken) weg und puckt ihn an einer beliebigen Stelle aus. Richtung und Distanz des Wegtrans-ortes können variieren: Zu Beginn des Aushebens wird der Sand oft nur wenige entimeter weit weggetragen, später bis über 30 cm. Bald einmal hebt der Fisch ur noch an einem bestimmten Ort Sand aus; die so entstehende Nestgrube ird nur noch von einer Seite her angeschwommen wie auch das später entstehende lest.

Während des Sandaushebens beginnt die Suche nach Nestmaterial. Hie und la wird etwas Nestmaterial mit der Schnauze aufgenommen, offenbar geprüft van Iersel, 53) und wieder fallen gelassen. Nach einiger Zeit aber schwimmt der isch, einige Fäden in der Schnauze tragend, geradlinig zum Nest und stösst das laterial in der Nestgrube in ihren untern hintern Rand oder lässt es einfach über hr fallen.

Spätestens zu Beginn des Eintragens von Nestmaterial oder oft schon twas früher, setzt das Leimen ein. Der Fisch schwimmt mit zitternden Schwanz-ewegungen knapp über den Grund bzw. über das entstehende Nest und sondert in Nierensekret ab (van Iersel, 53). Diese klebrige Substanz verkittet das lestmaterial (Wunder, 30; van Iersel, 53; Schindler, 63). Ausser der Abgabe lieses Sekretes dienen auch häufige und intensive Stopfbewegungen mit der chnauze der Befestigung des Nestmaterials. Stopfen geht gegen Ende des lestbaues oft in Bohren über: Mit dem Kopf formt der Stichling den Nesteingang.

Manchmal schiebt er den Kopf ins Nest, vorallem an den Randzonen und augt Sand durch das Nestmaterial. Dieses Aufsaugen trägt dazu bei, das Nest u verankern. Gegen Ende des Nestbaues hebt der Fisch vereinzelt irgendwo and auf, schwimmt geradlinig zum Nest und spuckt ihn dort häufig über dem lestrand (bei losem Nestmaterial) und Nesteingang aus (van Iersel sieht darin, erbunden mit dem Leimen, eine Verstärkung des Einganges).

Mit Ausnahme von Flattern protokollieren wir die genannten Handlungen nit Ortsangabe (Sandfläche in 8 Beobachtungsquadrate geteilt). Anschliessend tellen wir an Hand der Protokolle (Papierrollen) die Häufigkeit pro 10 Minuten von Flattern, Fixieren, Sand ausheben, Nestmaterial eintragen, Leimen, Stopfen und Sand aufheben fest. Aus dem Nestbau des Fisches Nr. 95 (Abb. 1) ist rsichtlich:

Flattern (der Fisch war schon von Anfang an im Abschnitt des Anpassens) und Sand aufheben fehlen. Das Kurvenbild der übrigen Handlungen lässt drei Abschnitte (mit fliessenden Uebergängen) erkennen: In der ersten halben Stunde häufiges Fixieren der Bodenfläche (Anpassung); in den zwei folgenden Stunden

zunehmende Anzahl von Sandausheben (bei 1 Stunde 40 Minuten ein Maximur von 65 mal pro 10 Minuten), nach zwei Stunden und 30 Minuten jedoch deutlich Abnahme. Im dritten Abschnitt treten Nestmaterial eintragen, Leime und Stopfen mit zunehmender Häufigkeit auf.

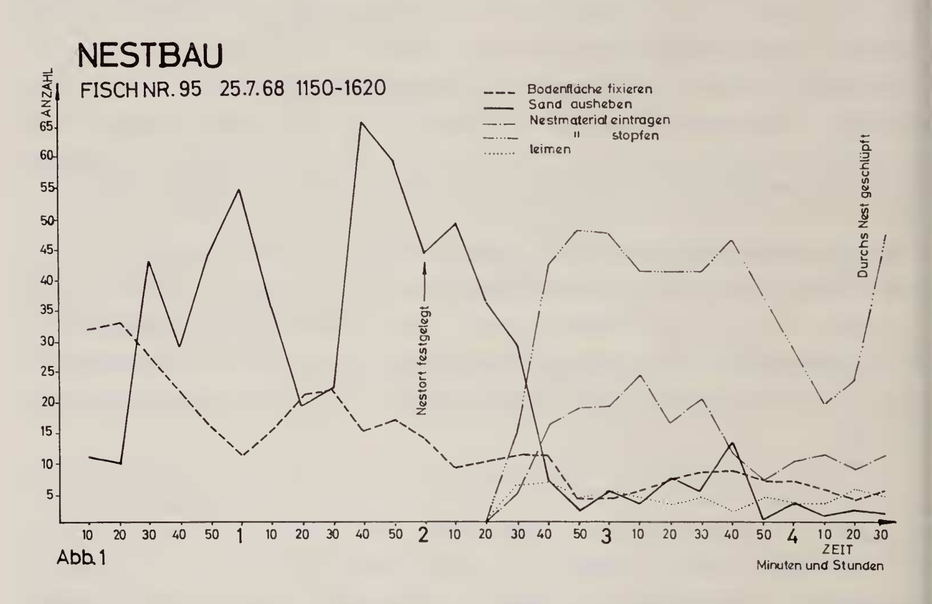


Abb. 1

Bestimmte Handlungen treten also nach Einsetzen der Stichlinge in di Versuchsbecken bis gegen Ende des Nestbaues in zeitlich aufeinanderfolgender Abschnitten (Phasen) gehäuft auf.

Zu fragen ist nun, ob innere oder äussere Faktoren das Auftreten und di Abfolge phasenspezifischer Handlungen bestimmen und wie die Faktorer wirken.

Wir untersuchen, welchen Einfluss Anwesenheit oder Fehlen von Nest-material haben.

WIRKUNG VON NESTMATERIAL

In den drei erwähnten Versuchsbecken befindet sich am Boden eine ebene Sandfläche, im hintern Teil, daraufgelegt, eine Glasplatte von 10×60 cm².

Becken C: Ohne Nestmaterial, Kontrollreihe.

» D: Nestmaterial nur optisch erfassbar: gleichmässig verteilt zwischen zwei Glasplatten zusammengepresst.

» E: Nestmaterial vorhanden: gleichmässig auf der Glasplatte verteilt, ebenso flach wie in Becken D.

Als Nestmaterial dienen pro Versuchsbecken ca. 1200 graue, einen Tag ewässerte, 4 cm lange, gezwirnte Baumwollfäden.

Für die Versuchsreihe verwenden wir pro Becken 10 Tiere, insgesamt also 0. Die Fische verbleiben 24 Stunden im Versuchsbecken; danach stellen wir est, ob ein Nest bzw. eine Nestgrube vorhanden ist.

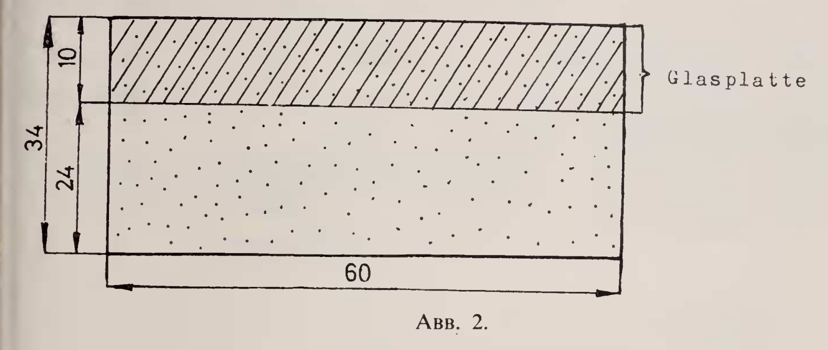


ABB. 2.

Grundriss eines Beckens.

ERGEBNISSE

. *Flattern :*

Betrachten wir zuerst die Zeiten von Flattern in Tabelle 1.

TABELLE 1

Zeiten von Flattern

Versuchsnummer	Becken C Ohne Nestmaterial		Becken D Nestm. nur sichtbar		Becken E Mit Nestmaterial	
	Fisch Nr.	Flatterzeit	Fisch Nr.	Flatterzeit	Fisch Nr.	Flatterzeit
3.1.	64	5′ 46″	65	4′ 20″	66	0
3.2.	67	0	68	41″	69	0
3.3.	70	07″	71	0	72	0
3.4.	73	40′ 00″	74	19′ 01″	75	0
3.5.	76	10′ 56″	77	8′ 58″	78	0
3.6.	79	0	80	7′ 51″	81	0
3.7.	82	0	83	0	84	0
3.8.	85	3 h. 33′ 03″	86	12′ 17″	87	26″
3.9.	88	53′ 57″	89	1 h. 12′ 06″	90	1 h. 02′ 45″
3.10.	91	2 h. 58′ 26″	92	47′ 10″	93	12′ 58″
Durch = schnitt (10 Tiere)		49′ 26″		17′ 13″		7′ 37″

Tab. 1 zeigt, dass Stichlinge ohne Nestmaterial im Becken C am längsten mit nur unter einer Glasplatte sichtbarem (D) und mit wegtragbarem Material (E) am kürzesten flattern.

Eingangs haben wir gezeigt, dass ein Stichling in einem Becken dann als angepasst gilt, wenn er unter anderm nicht mehr flattert. Aus Tab. 1 ergibt sich demnach, dass sich Fische in Becken mit Nestmaterial rascher anpassen als in solchen ohne oder mit nur sichtbarem Nestmaterial.

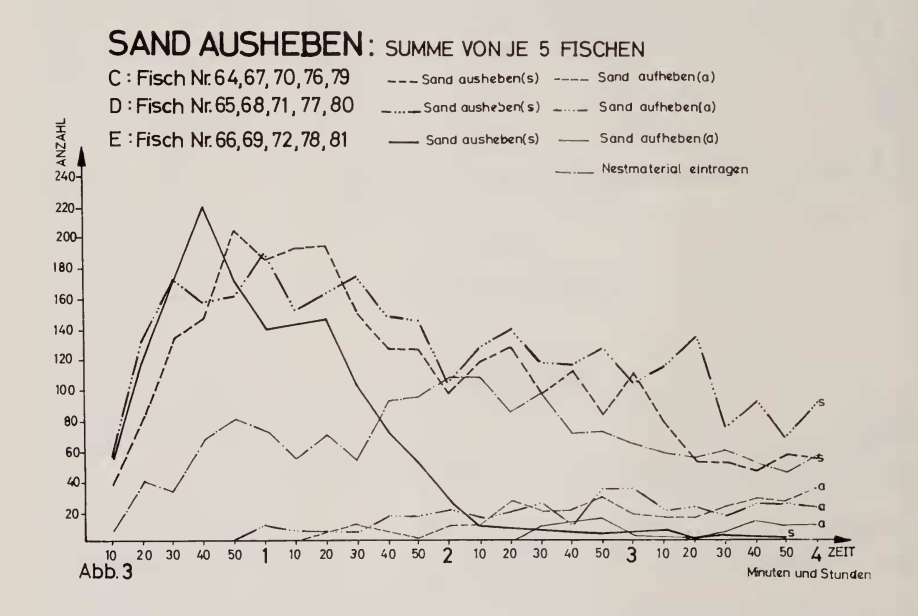


Abb. 3

b. *Sandausheben:*

In den Becken C und D (ohne oder mit nur sichtbarem Nestmaterial) beginnt der grössere Teil der Fische nach einer bestimmten Zeit ebenfalls mit Sandausheben, meistens aber etwas später als im Becken E (mit Nestmaterial). In der Intensität und in der Dauer des Aushebens treten aber beträchtliche Unterschiede auf. Abb. 3 zeigt die Summe des Sandaushebens von je 5 Fischen der Becken C, D und E. (Die übrigen 5 Fische der Becken C und D hoben keinen oder nur wenig Sand aus; berücksichtigte man auch diese Tiere, so käme das Resultat noch eindeutiger zu Gunsten des Beckens E heraus.)

Die Fische im Becken E erreichen das Häufigkeitsmaximum des Sand-aushebens nach 40 Minuten, diejenigen in den Becken C und D erst nach rund einer Stunde. Die Häufigkeit des Aushebens sinkt im Becken E rasch ab und verbleibt während der zwei restlichen Stunden auf niedrigem Werte; in den Becken C und D nimmt sie nur allmählich ab. Fische ohne oder mit nur sichtbarem Nestmaterial heben viel länger Sand aus als solche mit Nestmaterial (nach

:olomogrov-Smirnov $P<0{,}01$); zwischen Becken C und D können wir keinen 'esentlichen Unterschied erkennen ($P>0{,}05$).

Greifbares Nestmaterial stimuliert demnach die Stichlinge zum Sandausheben nd verkürzt die Dauer dieser phasenspezifischen Handlung.

. *Festlegung der Nestorte:*

Definition: Aus dem Material von 80 Nestbauprotokollen konnten wir 'olgendes finden (unter Einschluss der Spezialfälle trifft die Definition in 100% zu;

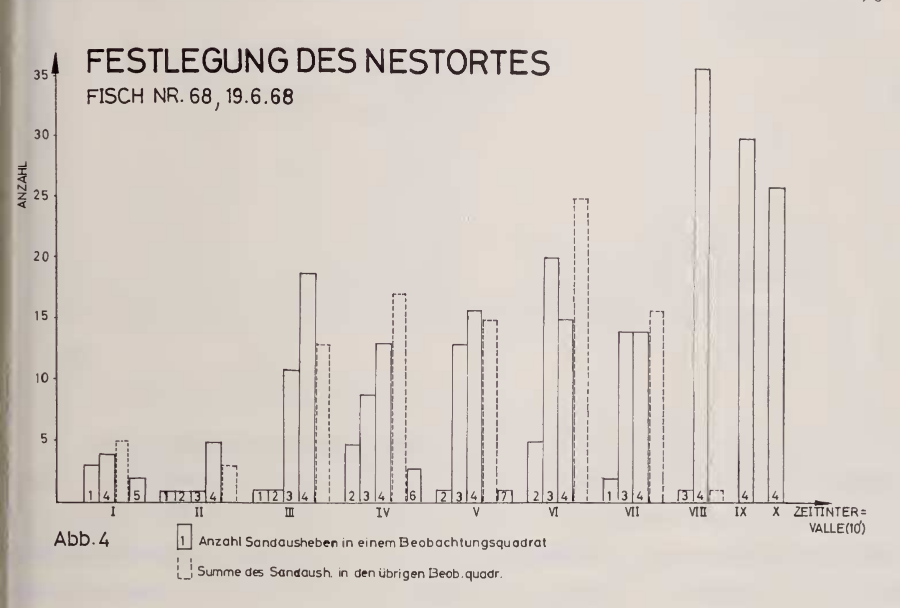


Abb. 4

Bodenfläche, wie schon erwähnt, in 8 Beobachtungsquadrate 15×15 cm², ohne Markierung, eingeteilt):

Ein Nestort ist dann festgelegt, wenn der Stichling dreimal während je 10 Minuten in einem der 8 Beobachtungsquadrate mindestens doppelt so häufig Sand aushebt (mindestens 20 mal pro 10 Minuten) als die Summe des Aushebens in den übrigen Quadraten.

Am Beispiel von Abb. 4 wollen wir diese Definition noch näher erläutern:

Die Säulen mit durchgezogenen Linien geben Anzahl Sandausheben in je 10 Minuten in den einzelnen Beobachtungsquadraten wieder. Im Quadrat 4 liegt der spätere Nestort. Die Säulen mit gestrichelten Linien stellen die Summe des Sandaushebens in den Quadraten 1, 2, 3, 6 und 7 dar (also ohne Quadrat 4, in 5 und 8 wurde nichts ausgehoben). Nach Definition ist der Nestort am Ende des 10. Zeitintervalles festgelegt (nur in den 3 letzten Intervallen wird das erwähnte Kriterium der Definition erreicht).

Spezialfälle treten selten auf (von den 80 Nestbauten 8):

a. Der spätere Nestort kommt auf die Grenze von Beobachtungsquadraten zu liegen. Hier summiert man die Häufigkeit des Aushebens in diesen Quadraten und vergleicht sie nach Definition mit der Aushebesumme in den übrigen Quadraten.

b. Selten setzt ein Fisch kurz nach Beginn des Aushebens schon mit Nestmaterialeintragen ein (siehe Abb. 5, Fisch Nr. 72). Im Beobachtungsquadrat mit

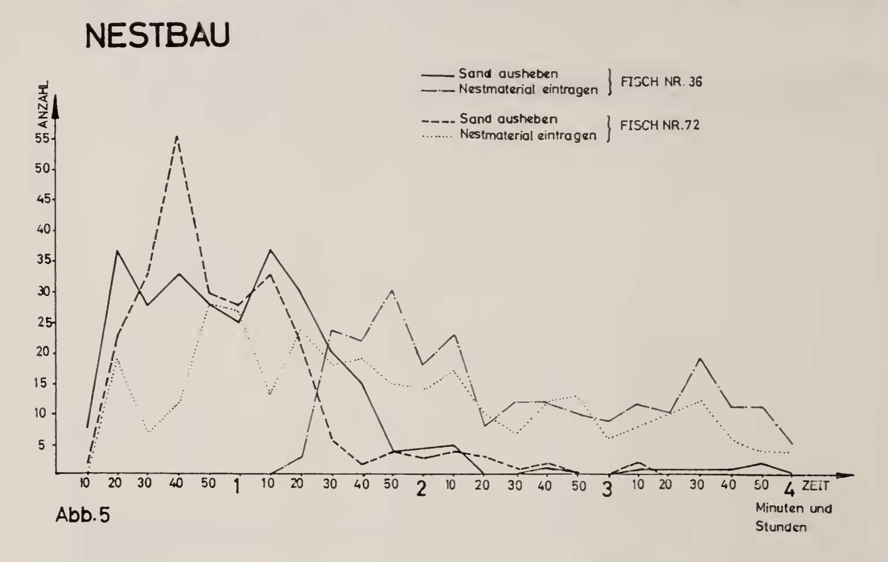


Abb. 5

dem spätern Nestort, wird an Stelle der Anzahl Sandausheben die des Eintragens gezählt (in 10 Minuten mindestens 10 mal), da die Anzahl des Sandaushebens dort oft unter 20 sinkt pro 10 Minuten.

Nach Abb. 6 legen von je 10 Fischen im Becken E neun, im Becken D acht und im Becken C vier während der Beobachtungszeit (4 Stunden) den Nestort fest.

Die grösste Differenz tritt zwischen den Becken E und C auf: In neun von zehn Fällen wird mit Nestmaterial der Nestort früher festgelegt als ohne Nestmaterial ($\chi^2=12{,}9$; $P<0{,}001$). Vergleichen wir die Gruppe E mit D, zeigt sich, dass mit Nestmaterial in sieben von zehn Versuchen der Nestort früher festgelegt wird als mit nur sichtbarem Nestmaterial (bei je zwei Fischen, Nr. 71,74 und 72,75, gleichzeitige Festlegung; $\chi^2=7{,}2$; $0{,}01>P>0{,}001$). Zwischen C und D lassen sich die Unterschiede statistisch nicht sichern.

Mit Nestmaterial legt also der Stichling den spätern Nestort f r ü h e r fest als ohne oder mit nur sichtbarem Nestmaterial.

Nach rund einer Stunde, von Versuchsbeginn an, heben die Fische in den Becken C und D auch Sand auf und spucken ihn über der Nestgrube aus (Abb. 5). Diese Handlung kann funktionell mit Aufnehmen und Eintragen von Nest-

ıaterial verglichen werden, da der Fisch nach dem Sandausspucken in den ıeisten Fällen leimt. Im Becken E heben die Fische nach 2 Stunden 20 Minuten uch etwas Sand auf und tragen ihn zum Nest (siehe Seite 795).

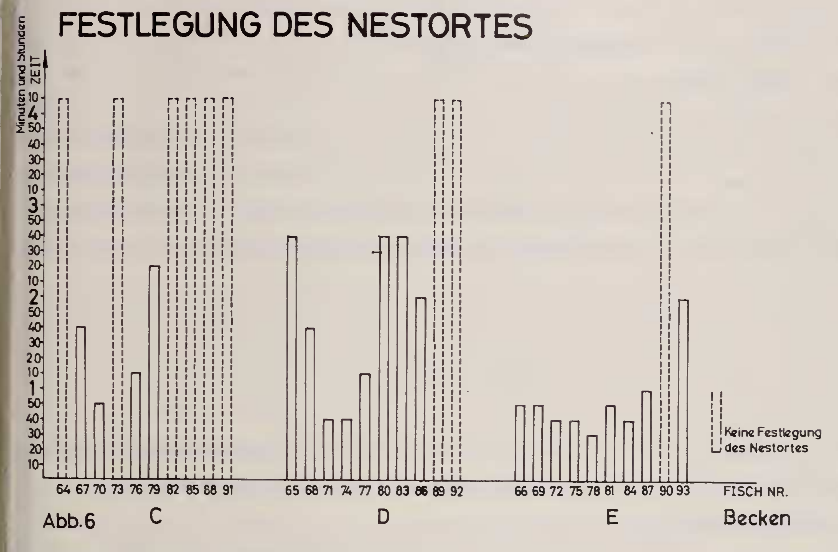


Abb. 6

l. *Nestbau nach 24 Stunden:*

24 Stunden nach Versuchsbeginn stellen wir fest, ob ein Nest gebaut wurde ›der nicht. Die beschriebene und zwei weitere Versuchsreihen (gleiche Probleme, ıber mit verschiedenartiger Versuchsanordnung) ergeben folgende Zusammen- tellung (Tab. 2):

TABELLE 2

Nestbau nach 24 Stunden

Versuchsreihe	Anzahl Tiere	Becken C Ohne Nestmat. Nestbau		Becken D Nestm. nur sichtb. Nestbau		Becken E Mit Nestmat. Nestbau	
		+ %	— %	+ %	— %	+ %	— %
1.1.-1.10	10	60	40	80	20	100	0
2.1.-2.10	10	50	50	80	20	80	20
3.1.-3.10	10	70	30	90	10	100	0
Durchschnitt		60	40	83,3	16,7	93,3	6,7
Anzahl Tiere		18	12	25	5	28	2

Mit Nestmaterial haben nach 24 Stunden 93,3% aller Tiere ein Nest gebaut gegenüber 60% ohne Nestmaterial (hier und im Becken D kann man vo[illegible] „Sandnestern" sprechen: Sand und Nierensekret bilden zusammen einen kle[illegible] brigen „Klumpen").

Nach χ^2-Test for two dependent samples haben wir zwischen E + C ein[illegible] gesicherte Abweichung ($\chi^2=7,54$; $P<0,01$), nicht aber zwischen C und D ($\chi^2=2,95$; $0,1>P>0,05$) und auch zwischen D und E nicht ($\chi^2=2,59$; $P>0,05$)

Findet also ein an seine Umgebung angepasster Stichling in der Nähe Nest material, so baut er mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit (93,3%) innerhalb kurzer Zeit (bis 24 Stunden bei einer Wassertemperatur von 17—19° C) ein Nest fehlt aber Nestmaterial, so verkleinert sich der Nestbauerfolg bedeutend (nur 60%)

DISKUSSION

Eingangs fragten wir uns, ob innere oder äussere Faktoren das Auftreten die Aufeinanderfolge und Form phasenspezifischer Handlungen bestimmen, und wie die Faktoren wirken.

Wir nehmen an, dass unter gleichen Bedingungen gehaltene Stichlinge bei gleichem Verhalten, abgesehen von individuellen Schwankungen, gleiche innere Voraussetzungen besitzen, um auf bestimmte Aussenreize anzusprechen und zu handeln.

Diese Annahme bestätigt sich im gleichartigen Auftreten phasenspezifischer Handlungen in Folge, Dauer und Form bei jenen Fischen, welche in Becken mit greifbarem Nestmaterial kommen.

Fehlendes oder nur sichtbares Nestmaterial führt nicht zur Umstellung der Aufeinanderfolge phasenspezifischer Handlungen (hier durch andere äussere oder innere Faktoren bedingt); beeinflusst wird dagegen Dauer und Form nicht nur der eigentlichen Nestbauhandlungen, sondern auch jener, welche ihnen vorausgehen.

Unter Berücksichtigung der Befunde von BAGGERMANN (1957) ist wahrscheinlich, dass durch hormonelle Umstellung das Nestbauverhalten als Ganzes aktiviert wird; darin dürfte die Aufeinanderfolge bestimmter Handlungen vorgegeben sein. Sie kann bei entsprechender Vorbereitung (genügend Licht und entsprechende Wassertemperatur) auch bei Fischen auftreten, die in Becken mit nur sandigem Boden kommen, tritt aber erst voll in Erscheinung, wenn sich im Gebiet noch zusätzlich Nestmaterial befindet.

Zusammenfassung

Die zeitlich aufeinanderfolgenden Abschnitte (Phasen) im Fortpflanzungsverhalten des dreistachligen Stichlings zeichnen sich durch das gehäufte Auftreten bestimmter, phasenspezifischer Handlungen aus: Bis gegen Ende des Nestbaues beobachten wir: flattern, fixieren (Boden und Nestmaterial), Sand ausheben, Nestmaterial aufnehmen, eintragen, stopfen, leimen, Sand aufnehmen und übers Nest spucken.

In der vorliegenden Arbeit wird die Abhängigkeit dieser phasenspezifischen Handlungen von Nestmaterial (vorhanden, nur sichtbar oder fehlend) untersucht.

In einem Becken mit Nestmaterial passt sich ein Stichlingsmännchen eher an (kurze Flatterzeit); es hebt mit grösserer Frequenz Sand aus und legt seinen Nestort früher fest (nach Definition Seite 799) als in Becken ohne oder mit nur sichtbarem Nestmaterial. In diesen Becken heben die Fische bedeutend länger Sand aus als in solchen mit Nestmaterial; es entsteht eine grössere Nestgrube (auch nehmen die Stichlinge Sand auf, tragen ihn zur Nestgrube und leimen).

Bei nur sichtbarem Nestmaterial treten gegenüber fehlendem anfangs geringe Unterschiede auf: fixieren des Nestmaterials und Versuche, es aufzunehmen; im weitern unterscheiden sich die Nestbauten nicht mehr.

Findet ein an seine Umgebung angepasster Stichling Nestmaterial, so baut er innerhalb kurzer Zeit (bis 24 Stunden bei einer Wassertemperatur von 17—19°C) mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit ein Nest (93%), bei fehlendem Nestmaterial verkleinert sich der Nestbauerfolg (nur 60%).

Résumé

Les phases qui se succèdent dans le comportement reproducteur de l'épinoche mâle se distinguent par l'apparition fréquente de certaines actions spécifiques. (phasenspezifische Handlungen). Jusque vers la fin de la nidification on observe qu'elle ondoie, qu'elle fixe des yeux le fond et le matériel de nidification, qu'elle enlève du sable, saisit du matériel, l'apporte sur place, le bourre avec son museau, le colle, saisit du sable et le crache sur le nid.

Dans le présent travail, on a étudié la dépendance de ces actions spécifiques vis-à-vis du matériel de construction: existant, visible mais hors de portée, ou manquant.

Dans un bac avec du matériel de construction, le mâle d'épinoche s'adapte plus rapidement (la période d'ondoiement est courte); il enlève du sable plus fréquemment et choisit l'endroit du nid plus tôt (selon la définition page 799) que dans un bac ou le matériel manque ou n'est que visible. Dans ces derniers bacs

les poissons enlèvent du sable nettement plus longtemps, comparé aux bacs avec du matériel disponible; il en résulte un plus grand creux du nid (les épinoches ramassent également du sable, le transportent au creux et le collent).

La situation avec le matériel de nidification visible mais hors de portée, comparée à celle ou le matériel manque, ne fournit au début que peu de différences: regards attentifs sur le matériel et essais de le saisir; par la suite les constructions de nid ne se distinguent plus.

Un mâle adapté à son entourage et qui trouve du matériel, construit un nid dans l'espace de peu de temps (jusqu'à 24 heures par une température d'eau de 17-19° C), avec une très grande probabilité (93%). Si le matériel manque, le succès de la nidification est réduit (60%).

Summary

The successive phases in the mating behaviour of the stickleback show a frequent repetition of specific actions. Untill the end of nest-building, the following activities can be observed: fluttering, staring (at the ground and at nest material), digging, picking up nest-building materials, carrying it to the nest site, stuffing, glueing, picking up sand and spitting it out over the nest.

The authors study the dependency of these activities on the presence of building material, whether abundant, visible but out of reach or failing.

In tanks with abundant nest material, the male sticklebacks adapt more quickly (the fluttering period is shorter); they dig out sand more often and choose the nest-site earlier than in tanks where the material is failing or out of reach. In the last case, the fishes carry away sand for a significantly longer period. The result is a greater nest-hollow (the sticklebacks also pick up sand, carry it to the hollow, stuff it and glue it).

The results with material out of reach show little difference, at the beginning, with conditions where the material is failing. Later the nest constructions are not to be distinguished.

A male adapted to its surroundings and that finds building material, builds a nest in a short time (up to 24 hours in water at 17°-19° C) and with a probability of 93%. When material is failing, the probability is reduced to 60%.

LITERATUR

Assem, J. v. den. 1967. *Territory in the three-spined Stickleback Gasterosteus aculeatus L. An experimental study in intra-specific competition.* Behaviour, Suppl. 16: 1-164.

ꞁAGGERMANN, B. 1957. *An experimental study on the timing of breeding and migration in the three-spined Stickleback*. Arch. neérl. Zool. 12: 105-317.

ERSEL, J. J. A. van. 1953. *An analysis of parental behaviour of the male three-spined Stickleback*. Behaviour, Suppl. 3: 1-159.

ENNI, D. A. 1969. *Effects of pre-experimental conditions on nest site selection and aggression in Gasterosteus aculeatus L.* Behaviour 35 (1-2): 61-76.

ꞁCHINDLER, O. 1963. *Unsere Süsswasserfische. Kosmos Naturführer*. Stuttgart, Franckh' sche Verlagshandlung. S. 55-57.

ꞁEVENSTER-BOL, A. C. A. 1961. *On the causation of drive reduction after a consummatory act (in Gasterosteus aculeatus)*. Arch. neérl. Zool. 15: 175-236.

ꞁIEGEL, S. 1956. *Nonparametric statistics for the behaviour sciences*. New York, Mc Graw Hill Book Co. Inc. p. 1-312.

ꞁINBERGEN, N. and J. J. A. van IERSEL. 1947. *Displacement reactions in the Three-spined Stickleback*. Behaviour 1: 56-63.

WUNDER, W. 1930. *Experimentelle Untersuchungen am dreistachligen Stichling (Gasterosteus aculeatus) während der Laichzeit*. Z. Morph. Oekol. Tiere 16: 453-498.